Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Vergleichende Untersuchungen über Farnprothallien.

(I. Reihe.)

Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Asplenium septentrionale Hoffm., Aspidium Filix mas Sw., Aspidium dilatatum Sm., Scolopendrium vulgare Sm., Athyrium Filix femina Roth und Polypodium vulgare L.

von

Dr. **Anton Jakowatz** in Wien.

(Mit 7 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. December 1901.)

So oft der Versuch gemacht wurde, eine Systematik der Farne zu schaffen, beruhte dieselbe bisher fast ausschließlich auf Berücksichtigung der sogenannten ungeschlechtlichen Generation, also auf Wedelform, Sorusbau, auf der Beschaffenheit und Dehiscenz des Sporangiums. Dass die bisher erzielte, auf den genannten Merkmalen basierende Eintheilung keine vollauf befriedigende genannt werden kann, ist ja bekannt, da über den Zusammenhang der großen Gruppen derzeit ebensowenig Klarheit besteht, wie vielfach über die Gattungsumgrenzung und Gattungszugehörigkeit. Zweifelsohne musste im Laufe der Zeit die Frage auftauchen, ob nicht auch im Aufbau der geschlechtlichen Generation bei den verschiedenen Formen markante Übereinstimmungen und Verschiedenheiten auftreten, welche der neuerlichen Aufstellung einer Systematik der Farne eine nicht unwesentliche Stütze bieten könnten. Und in der

---

[1] Mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen ausgeführte Untersuchung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

That haben die in der Folgezeit in dieser Hinsicht ausgeführten Untersuchungen ergeben, dass der Bau des Prothalliums der großen Gruppen der isosporen Farne ein wesentlich verschiedener ist; dass aber auch innerhalb einer Gruppe, — und ich hebe hier insbesondere die größte der Farngruppen, die Polypodiaceen hervor — im Aufbau des Prothalliums ganz wesentliche Unterschiede bestehen, hat man bisher nur wenig oder fast gar nicht beobachtet, sondern den Arten dieser Gruppe einen mehr minder gleichmäßigen Aufbau des Vorkeimes zugeschrieben.

Ich habe mir daher die Aufgabe gestellt, zunächst die geschlechtliche Generation der Polypodiaceen einer umfassenden vergleichenden Untersuchung zu unterziehen, die ja auch sonst von vorneherein eine Reihe wertvoller Resultate erwarten ließ.

Die Zahl der bisherigen auf die geschlechtliche Generation sich beziehenden Untersuchungen ist durchaus keine geringe zu nennen. Im Nachstehenden lasse ich eine Aufzählung der wichtigsten dieser Arbeiten folgen und werde Gelegenheit nehmen, später auf eine oder die andere dieser Arbeiten hinzuweisen.

Kaulfuß, Das Wesen der Farnkräuter (Leipzig 1827) nebst Anhang von Erhardt.

Mohl H., Einige Bemerkungen über die Entwickelung und den Bau der Sporen der cryptogamen Gewächse (Flora, 1833, I. Bd., S. 33).

Suminski, Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter (Berlin 1848).

Schacht, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter (Linnaea, 1849, Bd. XXII., p. 753, Taf. 5).

Wigand, Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter (Bot. Zeitung, 1849, S. 19, Taf. 1) und dessen Bot. Untersuchungen (S. 36, Braunschweig 1854).

Mercklin, Beobachtungen am Prothallium der Farnkräuter.

Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Cryptogamen (Leipzig 1851, S. 78, Taf. XVI, XVII).

Mettenius, Über die Hymenophyllaceen (Abhandl. der math.-phys. Classe der kgl. sächs. Gesellsch. der Wiss., Bd. VII, 1865).

Borodin, Über Farnprothallien (Petersburg 1867).

Kny, Über die Entwickelung des Prothalliums und der Geschlechtsorgane (Sitzungsber. naturforsch. Freunde zu Berlin, 1868).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Kny, Entwickelungsgeschichte des Vorkeimes der Polypodiaceen und Schizaeaceen (Bot. Zeitung, 1869, S. 46).

— Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter, und zwar *Osmunda regalis* L. (Pringsh. Jahrb. für wissenschaftl. Bot., Bd. XII, S. 1 bis 15, Taf. 1 bis 3, 1872).

— Entwickelung von *Aspidium Filix mas* Sw. (Sonderabdruck des Textes zur IX. Lieferung der »Botanischen Wandtafeln«).

— Die Entwickelungsgeschichte der Parkeriaceen, dargestellt an *Ceratopteris thalictroides* Brong. (Nov. Act. Leopold., Bd. XXXII, Nr. 4, 1875).

Sadebeck, Über Aussaat und Culturversuche mit *Asplenium adulterinum* Milde (Sitzungsber. der bot. Section der schles. Gesellsch., 1873, S. 19).

— *Pteridophyta* (Engler und Prantl, 1898, Lief. 173, S. 15 ff.).

Luerssen, Zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen, vorzüglich der Gattung *Todea* Willd. (Mittheil. aus dem Gesammtgebiete der Bot., herausgegeben von Schenk und Luerssen, 1874, Bd. I, S. 460 ff., Taf. XXIII, XXIV).

— Über die Entwickelungsgeschichte des Marattiaceen-Vorkeimes (Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Leipzig, 1875).

— Prothallium der Polypodiaceen (Handbuch der system. Bot., 1879, Bd. I, S. 532 ff.).

Cornu, Prothallium von *Aspidium Filix mas* (Bull. de la Soc. Bot. de France, 1874, t. 21).

Burck, Vorläufige Mittheilungen über die Entwickelungsgeschichte des Vorkeimes von *Aneimia* (Bot. Zeitung, 1875, S. 499).

— Sur le développement du prothalle des Aneimia, comparé à celui des autres Fougèrs (Arch. Néerlandaises, 1876).

Janczewski et Rostafinski, Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum tunbridgense (Mém. de la soc. nat. des Se. nat. de Cherbourg, 1875, t. XIX).

Pedersen, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Vorkeimes der Polypodiaceen (Mittheil. aus dem Gesammtgebiete der Bot., herausgegeben von Schenk und Luerssen, Leipzig 1875, II. Bd., S. 130).

Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen, I. Heft, Die Hymenophyllaceen, die niedrigste Entwickelungsreihe der Farne. (Leipzig 1875).

— Über die Anordnung der Zellen in flächenförmigen Prothallien der Farne (Flora, 1878, Nr. 32, 34 und 35).

— Über den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien (Bot. Zeitung, 1879, Nr. 44 und 45).

— Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Vertheilung der Sexualorgane (Bot. Zeitung, 1881, Nr. 46 und 47).

Schelting, Einige Fragen betreffend die Entwickelungsgeschichte der Farnkräutervorkeime (Schriften der kais. Neuruss. Univ. in Odessa, 1875, Bd. XVII).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bauke, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen, verglichen mit derselben bei anderen Farnkräutern (Pringsh. Jahrb. für wissenschaftl. Bot. 1876, Bd. X, S. 49 ff., Taf. 6 bis 10).

— Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen (Pringsh. Jahrb. für wissenschaftl. Bot. 1878, Bd. XI, S. 603 ff., Taf. 38 bis 41).

— Zur Kenntnis der sexuellen Generation bei den Gattungen *Platycerium, Lygodium* und *Gymnogramme* (Bot. Zeitung, 1878, Nr. 48 und 49).

— Die Prothalliumentwickelung bei *Platycerium grande*; die Abhängigkeit der Bilateralität des Farnprothalliums von äußeren Kräften (Sitzungsber. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, XX, S. 120 bis 124, der zweite Theil abgedruckt in Bot. Zeitung, 1879, S. 433).

Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1876.

— Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen (Würzburg 1877).

Goebel, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla* Desv. (Bot. Zeitung, 1877, Nr. 42 bis 44, Taf. 12).

— Zur Keimungsgeschichte einiger Farne (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. VII, 1877, p. 74 bis 119, Taf. X bis XIII).

— Archegoniatenstudien über die Geschlechtsgeneration der Hymenophyllaceen (Flora, 1892, Ergänzungsband S. 104 ff.).

— Organographie der Pflanzen (II. Theil, 2. Heft, 1. Theil, S. 410 ff.).

Jonkmann, Über die Entwickelungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen (Bot. Zeitung, 1878, Nr. 9 und 10).

— Over de Kieming van de sporen bij Varens (Nederl. Kruidk. Archief. 3. Ser., I. D. 1 St.; 65 bis 67).

Leitgeb, Studien über Entwickelung der Farne (Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. zu Wien, 1879).

— Über die Bilateralität der Prothallien (Flora, 1879, S. 317 ff.).

Rauwenhoff, Über die ersten Keimungserscheinungen der Sporen der Kryptogamen (Bot. Zeitung, 1879, S. 441 bis 448, 457 bis 466).

— De geslachtsgeneratie der Gleicheniaceen (kgl. Akad. von Wetensch. te Amsterdam, 1889).

Beck, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von *Scolopendrium* (Verh. d. zool.-bot. Ges. 1888, Bd. XXIX, S. 1 bis 14, Taf. 1, 2).

Roze, Observations sur le prothallium des Fougères (Bull. de la Soc. bot. de France, XXVIII, 1881, p. 135 bis 136).

Morley, On the Cultivation of Fern prothallie for Laboratory purposes (Report, British Association f. the Adv. of Sci., 1886, p. 707, 708).

Sharland, Vitality of Spores of Gymnogramme leptophylla (J. of B., 1888, p. 1885).

Schenk, Handbuch der Botanik, Bd. I, S. 150 ff.

Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen (Flora, 1890, S. 421 ff.).

Campbell, The development of the prothallia of Ferns (Bot. Ges. 10, p. 355 bis 360, Plate X).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Campbell, A study of the apical growth of the prothallium of Ferns (Bull. of the Torrey Bot. Club of New-York, Vol. XVIII, 1891, p. 73).

— *Osmunda Claytoniana* L. und *O. cinnamomea* L. (Ann. of Bot., VI, 1892).

Woronew, Über den Einfluss der äußeren Bedingungen auf die Entwickelung des Vorkeimes der Farne (Protokolle der Warschauer Naturforsch. Ges., Ref. Petersburg, 1894).

Lampa, Über die Entwickelung einiger Farnprothallien (Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Cl., Bd. CX, Abth. I, April 1901).[1]

Trotz dieser vielfach vorliegenden Beobachtungen an der geschlechtlichen Generation der Farne ist eine vergleichend entwickelungsgeschichtliche Untersuchung am Platze, umsomehr, als meine Untersuchungen in mehreren Fällen nicht unwesentliche Abweichungen von früheren Beobachtern ergeben.

Bei dem Umfange, den meine Untersuchungen nach dem skizzierten Plane annehmen müssen, wird es naturgemäß erst später möglich sein, allgemeine Resultate zu gewinnen. Ich möchte aber trotzdem die Mittheilung der bereits sichergestellten Resultate nicht zu sehr verzögern und im folgenden die erste Reihe meiner Untersuchungen veröffentlichen, indem ich gleichzeitig die Fortsetzung dieser Publication mir vorbehalte.

Bevor ich aber zur Schilderung des Entwickelungsganges des Vorkeimes der bisher von mir untersuchten Farnarten schreite, will ich noch der von mir angewandten Culturmethode kurz Erwähnung thun. Mir erscheint dies von Wichtigkeit, weil der normale Verlauf der Prothalliumentwickelung nicht unwesentlich von der Culturmethode abhängt.

Die ersten, mit Sporen von *Aspidium Filix mas* und *Scolopendrium vulgare* vorgenommenen Aussaaten galten der Ermittelung des für eine gedeihliche Entwickelung günstigsten Substrates; ich ließ dieselben zu diesem Zwecke auf Haideerde, reine Gartenerde, Gartenerde mit Sand, reinen Sand, Torf, Torf mit Dünger gemischt erfolgen. Als Gefäße benützte ich kleine

[1] Diese in jüngster Zeit ausgeführte Untersuchung war, wie die Verfasserin selbst in der Einleitung hervorhebt, als eine Ergänzung meiner Untersuchungen geplant, konnte aber aus äußeren Gründen früher als diese publiciert werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Thonschalen von 9 *cm* Bodendurchmesser und 4 *cm* Höhe, die bis etwa $^2/_3$ der Höhe mit dem den Sporen als Unterlage dienenden Substrate angefüllt und mit einer Glasplatte bedeckt wurden. Um den bei allzu dichter Aussaat der Sporen in späteren Entwickelungsstadien der Vorkeime voraussichtlich auftretenden mannigfachen Hemmungsbildungen soviel als möglich zu steuern, wurde nur frisch gesammeltes, von den Sporangien befreites Sporenmaterial zu lockerer Aussaat gebracht. Zur Unterhaltung einer constanten Wasserzufuhr wurden die am Boden mit einer Öffnung versehenen Gefäße in mit Sand und Wasser gefüllte größere Thonschalen gestellt. Dabei waren sämmtliche im Glashause des botanischen Gartens der Universität Wien aufgestellten Culturen einer Temperatur von circa 16° C., sowie constanten, günstigen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt.

Der oben erwähnte erste Versuch lehrte mich nun, dass von all' den in Anwendung gebrachten Substraten der Haideerde der Vorzug zu geben sei und sich am besten hiefür eignet, weil hier die Entwickelung am schnellsten vor sich geht und die Culturen am reinsten sich darstellen. Reiner Sand hat gegenüber der Haideerde den Nachtheil, dass die jungen Prothallien bald nach ihrer Flächenbildung wegen Mangels an Nährstoffen zugrunde gehen, ganz abgesehen davon, dass sie viele, jedenfalls auf die schlechten Ernährungsverhältnisse zurückführbare Abnormitäten zeigen. Noch sei bemerkt, dass ich auch in Nährlösung (nach Knopp) Sporen von *Aspidium Filix mas* brachte, die anfangs eine ganz normale Entwickelung nahmen, später aber durch die leider nicht abzuhaltenden, massenhaften Bacterien völlig zerstört wurden, trotzdem die ganz jungen Prothallien des öfteren in frische, bakterienfreie Nährlösung übertragen wurden.

Ein gleiches Schicksal traf die Sporen von *Aspidium Filix mas*, die ich auf Haideerde zur Aussaat brachte und nach Verlauf von etwa 10 Tagen entweder als noch keimende Sporen oder als mehrere Zellen umfassende Protonemafäden in Nährlösung übertrug. Außer einigen wenigen normal sich entwickelnden Flächenstadien waren hier durchweg abnormale Bildungen zu sehen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nach diesen einleitenden Versuchen nahm ich nun mit Sporen von 36 Farnarten die Aussaat auf Haideerde vor. Im allgemeinen konnte die Wahrnehmung gemacht werden, dass unter sonst normalen Verhältnissen die Keimung am 7. bis 12. Tage nach der Aussaat erfolgte. Da es bei der raschen Entwickelung des Prothalliums und den hiebei vielfach complicierten Vorgängen nicht möglich war, eine so große Anzahl von Formen gleichzeitig zu verfolgen, so habe ich diesmal aus der großen Reihe von Formen einige wenige herausgegriffen, deren genauen Entwickelungsgang ich nun im folgenden zu schildern versuchen will; doch auch bezüglich der anderen cultivierten Arten liegen zahlreiche Beobachtungen vor, welche ich bei meinen späteren, den Gegenstand betreffenden Publicationen zu verwerten gedenke.

Die meisten der bisherigen Beobachter pflegten ihren Arbeiten über die Vorkeimentwickelung ein eigenes Capitel hinsichtlich des Baues und der Beschaffenheit der Sporen vorauszuschicken. Von dieser Gepflogenheit Abstand nehmend, werde ich in vorliegender Abhandlung bloß auf die Angabe der wichtigsten Merkmale mich beschränken, im übrigen aber auf eine die Sporen zu bildlicher Darstellung bringende Tafel hinweisen.

Da bei den bisher in Betracht kommenden Formen in allen normalen Fällen die nach Ausbildung der Scheitelzelle vor sich gehende Weiterentwickelung als nahezu gleich und übereinstimmend bezeichnet werden kann, so soll, um Wiederholungen zu vermeiden, nur an der ersten zu besprechenden Form die vollständige Entwickelung der geschlechtlichen Generation bis zum völlig erwachsenen Prothallium eine genauere Darstellung erfahren. Ich habe mich umsomehr auf diese Art der Darstellung beschränkt, als sich gerade in diesen Anfangsstadien die größten principiellen Unterschiede herausstellten.

Als typisch für die Entwickelungsgeschichte des Vorkeimes der hier zu besprechenden Formen kann die Vorkeimentwickelung von

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Asplenium septentrionale Hoffm.

(Taf. I, Fig. 1 und 2; Taf. II, Fig. 1 bis 8)

gelten. Das braune Exosporium[1] der anscheinend radiär, in Wirklichkeit aber bilateral gebauten Spore ist mit netzförmig gestalteten, dunkelbraun gefärbten Leisten geziert (Taf. I, Fig. 1). Nach der durch einen Längsriss erfolgten Sprengung des Exosporiums und dem damit eingeleiteten Keimungsstadium tritt zunächst aus der so entstandenen Öffnung eine kleine, warzenförmige Bildung hervor, die alsbald zu einem mehr minder langen, schlauchförmigen, stets einzellig bleibenden Faden, dem ersten Rhizoid,[2] auswächst, das gleich bei seiner Entstehung durch eine Membran von der Sporenzelle getrennt ist. Dasselbe ist farblos, nur in den seltensten Fällen weist es einige Spuren von Chlorophyll auf. Bald nach dem Erscheinen des ersten Rhizoides, aber noch bevor dasselbe sein Längenwachsthum ganz beendet hat, stülpt sich aus dem Exosporium der bisher im letzteren zurückgebliebene Theil, die Sporenzelle hervor. Ich muss es an dieser Stelle dahingestellt sein lassen, ob, wie es die Anschauung Rauwenhoff's[3] ist, die Membran dieser Sporenzelle auf der von Hofmeister und Strasburger angenommenen Art der Bildung beruht und somit als neue Cellulosemembran anzusehen wäre, oder ob nicht das Endosporium als die Membran der aus dem Exosporium hervortretenden Sporenzelle zu deuten ist. Letztere streckt sich hierauf mehr minder in die Länge, seltener bleibt sie kurz cylindrisch. An dieser chlorophyllreichen Sporenzelle ist das eben erwähnte erste Rhizoid hinsichtlich seiner Entstehungsstelle als eine laterale

[1] Nach H. Fischer (Beiträge zur Morphologie der Farnsporen; Jahresbericht der schles. Gesellsch. für vaterl. Cultur, 1891, S. 62) wohl in den meisten Fällen das Epispor, eine neben dem Endospor und Exospor auftretende dritte Membran, welche nach seinen Untersuchungen den meisten Sporen zukommt und in diesem Falle das Exosporium umhüllt, somit die äußerste Membran der Spore darstellt.

[2] Eine Gliederung des ersten Rhizoides, wie sie Suminsky (l. c. S. 8, Taf. I, Fig. 13 *a*) beobachtet haben will, habe ich in keinem der von mir untersuchten Fälle wahrgenommen.

[3] L. c. S. 457.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bildung wahrzunehmen (Taf. I, Fig. 2). Diese Sporenzelle wird bald darauf durch eine meist im oberen Drittel der Zelle auftretende Querwand in zwei Zellen getheilt, von denen die untere als die Basalzelle, die obere als die erste Gliederzelle bezeichnet werden soll. Durch Theilung der letzteren entsteht eine neue, die zweite Gliederzelle, und durch fortgesetzte Theilung der Endzelle, als der jeweiligen letzten Gliederzelle, kommt ein vielzelliger, fadenförmig gestalteter Körper zustande, für den ich fortan die Bezeichnung Protonema in Anwendung bringen werde.[1] Dasselbe besteht bei *Asplenium septentrionale* aus 8 bis 12 Zellen und endigt in allen normalen Fällen mit einer Papille (Taf. II, Fig. 1). Mit der Ausbildung dieses Protonema hat das erste Entwickelungsstadium seinen Abschluss gefunden; alle nun folgenden Zelltheilungen gehören bereits der Bildung des Flächenstadiums an, das bei *Asplenium septentrionale* durch eine in der dritt- oder viertletzten Zelle auftretende schiefgestellte Querwand seinen Anfang nimmt (Taf. II, Fig. 1, *aa*). Für diese zum Flächenwachsthum Anlass gebende Wand soll von nun ab der Kürze halber der Ausdruck »Primärwand«[2] in Anwendung gebracht werden. Durch diese Primärwand ist im vorliegenden Falle eine dreiseitig gestaltete Zelle herausgeschnitten worden, deren Außenwand sich aus der Längsrichtung des Fadens hervorstülpt und zu einem seitlich gelegenen Aste (erster Seitenast)[3] heranwächst (Taf. II, Fig. 2). Derselbe kann im Laufe der Weiterentwickelung des Flächenstadiums einzellig bleiben oder — und das ist der bei weitem häufigere Fall — durch auf die Längsrichtung des Fadens senkrecht stehende Wände zu einem zwei- bis dreizelligen Aste auswachsen, der in beiden Fällen sein Wachsthum entweder mit einer Papille abschließt oder papillenlos bleibt. Sobald dieser erste Seitenast sich gebildet,

[1] Die Begründung dieser Bezeichnungsweise werde ich später geben.

[2] Zum Unterschiede von Prantl's Primärwand, der den in die Flächenbildung einbezogenen letzten Gliederzellen weniger Interesse beilegt und sein Hauptaugenmerk mehr den Theilungen der letzten Gliederzelle oder Spitzenzelle zuwendet. Die erste in dieser Spitzenzelle zur Ausbildung kommende Wand nennt Prantl Primärwand.

[3] Dieser Seitenast ist in allen Figuren mit der Ziffer 1 bezeichnet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aber noch bevor derselbe — wenn überhaupt — vielzellig geworden, kommt in der zweit- oder drittletzten Gliederzelle eine Längswand (Taf. II, Fig. 2, *bb*) zur Entstehung,[1] durch welche die betreffende Gliederzelle in zwei meist ungleiche Zellen getheilt wird, von denen die eine (*M*) dem Hauptfaden[2] als dem ursprünglich fadenförmigen Vorkeime erhalten bleibt, während die andere (*SZ*) zur Scheitelzelle für das flächenförmige Stadium des Prothalliums wird (Taf. II, Fig. 2). Letztere ist außerordentlich plasmareich und zeigt alsbald die Tendenz der seitlichen Ausstülpung, wodurch sie aus dem Bereiche des Hauptfadens immer mehr hervortritt und gewissermaßen eine Verbindung zwischen dem Hauptfaden und dem ersten Seitenaste herstellt (Taf. II, Fig. 3, *SZ*). Die in der Scheitelzelle nun folgenden Zelltheilungen gehen in regelmäßiger Weise vor sich, indem die erste in der Scheitelzelle ausgebildete Theilungswand (Taf. II, Fig. 4, *cc*) dem ersten Seitenaste parallel läuft, die zweite dem Hauptfaden parallel, der letztgebildeten Wand aber schief aufsitzt (Taf. II, Fig. 5, *dd*), alle folgenden Wände dann abwechselnd rechts und links zu den bereits vorhandenen Wänden nahezu parallel gestellt erscheinen. Auf Taf. II ist in den Fig. 5, 6 und 7 die Segmentierung seitens der Scheitelzelle zu bildlicher Darstellung gebracht.[3]

Während nun die Scheitelzelle (*SZ*) in der eben geschilderten Weise ihre Thätigkeit fortsetzt, tritt auch in den von ihr zur Ausbildung gebrachten Segmentzellen eine weitere Theilung, und zwar in je eine Rand- und eine Flächenzelle ein, deren Entstehungszeit, wie schon Pedersen[4] an *Aspidium*

---

[1] Ob auch eine schrägstehende Wand in diesen Zellen die Ausbildung der Scheitelzelle veranlassen kann, muss ich, da solche Fälle meiner Beobachtung nicht vorlagen, dahingestellt sein lassen. Es wäre dies aber gewiss nicht undenkbar, ja sogar wahrscheinlich, da, wie die gleich zu besprechende Vorkeimentwickelung von *Aspidium Filix mas* zeigen wird, solche Vorkommnisse nichts seltenes sind.

[2] Dieses Ende des Hauptfadens wird in allen Figuren mit der Ziffer I bezeichnet.

[3] Die aufeinanderfolgenden Segmente sind hier gleichwie in den folgenden Figuren durch die Ziffern 2, 3, 4 etc. kenntlich gemacht.

[4] L. c. S. 138.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Filix mas zu beobachten Gelegenheit hatte, mit der neuen Theilung der Scheitelzelle zeitlich beinahe zusammenfällt. Auch solche Fälle, wenngleich zu den Seltenheiten zählend, konnte man mit den Angaben Pedersen's übereinstimmend beobachten, dass die jüngste der Segmentzellen bereits eine solche Theilung aufwies, bevor noch in der Scheitelzelle eine neue Theilung erfolgt war. Alle weiteren in den Segmentzellen vorkommenden Zelltheilungen gehen etwa bis zur Entstehung des sechsten oder achten Segmentes in der Weise vor sich, dass die in ihnen gebildeten neuen Wände parallel zu den vorhandenen, also senkrecht auf die Längsrichtung des Segmentes gelagert erscheinen. Erst später erfolgt dann die weitere Theilung in den Segmentzellen durch quer- und senkrechtgestellte Wände.

Nicht selten ist zu bemerken, dass der Hauptfaden in seiner Entwickelung voraneilt und eine von seinen letzten Gliederzellen ausgehende Verzweigung aufweist (Taf. II, Fig. 5). Die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente schließen gleich dem Hauptfaden früher oder später mit einer Papille ab. Die Scheitelzelle nimmt bei ihrer Anlage eine seitliche Stellung ein und erst später wird dieselbe durch Zurückdrängen des Hauptfadens und nahezu gleichmäßige Entwickelung der links und rechts von der Scheitelzelle abgeschiedenen, vielzelligen Segmente meist nahe in die Mediane des immer mehr flächenförmig sich gestalteten Vorkeimes gerückt, wo sie durch die im Wachsthume geförderten, von ihr abgetrennten Segmente in eine mehr minder tiefe Einbuchtung zu liegen kommt.

Noch längere Zeit hindurch ist die Thätigkeit der Scheitelzelle zu beobachten, bis die Zelltheilungen in den Segmenten immer mehr zunehmen, ohne jedoch in einer bestimmten, immer sich gleichbleibenden Regelmäßigkeit zu erfolgen. Endlich stellt auch die in ihrem Wachsthume begrenzte Scheitelzelle ihren bisherigen Theilungsmodus ein, indem sie durch eine zur Außenwand parallel gestellte, also tangentiale Wand in eine Rand- und Flächenzelle gegliedert wird. Erstere wird darauf durch eine Längswand in zwei nahezu gleich große Zellen getheilt. Damit hat aber das Prothallium sein Wachsthum noch nicht beendet. Alle weiteren sich daran

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

anschließenden Zelltheilungen erfolgen nebst den im Inneren des Prothalliums vor sich gehenden Theilungen nach dem von Kny für *Aspidium Filix mas* und *Osmunda regalis* angegebenen Modus, nämlich durch gleichwertige terminale Randzellen. Mit der fortschreitenden Entwickelung des Prothalliums nimmt auch die Zahl der an demselben entstehenden Rhizoide zu.

So der normale Verlauf in der Entwickelung des Prothalliums von *Asplenium septentrionale*. Neben demselben sind aber die Fälle nicht selten, wo die Entwickelung des Vorkeimes anscheinend nach keinen bestimmten Gesetzen vor sich geht und die daher in der Reihe der Abnormitäten ihren Platz finden mögen. Dieselben konnte ich bei *Asplenium septentrionale* in verhältnismäßig geringer Anzahl antreffen. Weit mehr finden sich solche Abnormitäten bei *Aspidium Filix mas*, bei dessen Besprechung ich auch dieser Formen mit einigen Worten gedenken werde. Der Grund dieser bei allen bisher untersuchten Formen sich zeigenden Abweichungen vom normalen Entwickelungsgange kann, wie bekannt, ein sehr verschiedener, von äußeren Factoren abhängiger sein. Am häufigsten dürfte derselbe wohl abnormen Ernährungs- und Beleuchtungsverhältnissen zuzuschreiben sein.

Auf diese relativ einfache Entwickelung des Prothalliums von *Asplenium septentrionale* lassen sich alle folgenden Fälle der Prothalliumentwickelung zurückführen. Insbesondere aber nahestehend, ja fast übereinstimmend mit der Vorkeimbildung der eben genannten Farnform ist die Entwickelung des Prothalliums von

Aspidium Filix mas Sw.

(Taf. I, Fig. 3 und 4; Taf. III, Fig. 1 bis 23).

Wie aus der beigegebenen Literaturübersicht zu entnehmen ist, war die Entwickelungsgeschichte dieses Farnprothalliums bereits des öfteren Gegenstand der Besprechung und Bearbeitung. Trotzdem versuche ich noch einmal eine Darlegung der Vorkeimentwickelung hier vorzuführen, weil dieselbe doch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wesentlich von derjenigen der bisherigen Beobachter abweicht.[1]

Die Sporen von *Aspidium Filix mas*,[2] welche ähnlich den Sporen von *Asplenium septentrionale* einen bilateralen Bau zeigen, besitzen ein undurchsichtiges, lichtbraunes, mit flügel- oder kammartigen Hervorragungen versehenes Exosporium, das zur Zeit der Keimung sich rissförmig öffnet (Taf. I, Fig. 3). Wie bei *Asplenium septentrionale* sehen wir auch hier anfangs einen papillenförmigen, bald aber durch Längenwachsthum sich streckenden Körper aus der so entstandenen Öffnung hervorbrechen, das erste Rhizoid, das an der unmittelbar hierauf aus dem Exosporium hervortretenden und an Länge rasch zunehmenden Sporenzelle ebenfalls als eine laterale, chlorophyllarme oder farblose Bildung auftritt und gleich bei seiner Entstehung durch eine Membran von der Sporenzelle abgegrenzt wird. Dieses Rhizoid erhält lange sein Wachsthum und kann so eine beträchtliche Länge erreichen. Was nun den Zeitpunkt des Erscheinens des genannten Rhizoides bei *Aspidium Filix mas* betrifft, so hatten alle bisherigen diesbezüglichen Beobachtungen ein anderes Resultat zutage gefördert. Während Hofmeister[3] das erste Rhizoid gleichzeitig mit dem Beginne der Zellfläche, also zu einer Zeit, wo das Protonemastadium in das eigentliche Prothalliumstadium übergeht, entstehen lässt, hat Wigand[4] diese Angabe durch seine Beobachtungen als nicht richtig erklärt und darauf hingewiesen, dass »bei *Woodsia hyperborea* und *Aspidium Filix mas*, wahrscheinlich aber bei den meisten Farnen das erste Wurzelhaar an der bereits aus der Spore herausgetretenen ersten Zelle entspringt«. Beiden genannten Beobachtungen stehen gegenüber die Resultate der Untersuchungen, die Pedersen[5] bei *Aspidium Filix mas*

[1] Die Arbeit Cornu's: »Das Prothallium von *Aspidium Filix mas*« konnte, da mir dieselbe nicht zugänglich war, an dieser Stelle keine Berücksichtigung finden.

[2] Näheres über die Sporen von *Aspidium Filix mas* finden wir in Kny's Abhandlung über die Entwickelung von *Aspidium Filix mas* (Sonderabdruck des Textes zur IX. Lieferung der »Botanischen Wandtafeln«, S. 25).

[3] L. c.

[4] L. c.

[5] L. c.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

angestellt hat und der in seinen Ausführungen bemerkt, »dass der Zeitpunkt für das Hervortreten der ersten Haarwurzel sehr verschieden sein kann; die erste Haarwurzel, welche immer ein laterales Gebilde ist, kann noch vor Theilung des gestreckten Endospors als seitliche Ausstülpung entstehen, also sehr früh: sie kann aber auch sehr spät hervortreten, ja sie entsteht sogar nicht einmal immer aus der Basalzelle, sondern sie kann von einer anderen Gliederzelle entspringen. Der Zeitpunkt des Hervortretens der ersten Haarwurzel, wie die Zahl der Haarwurzeln, welche an dem Zellfaden entspringen, hängen ohne Zweifel ebenfalls von äußeren, aber experimentell noch nicht festgestellten Verhältnissen ab«. Wenngleich die letztere Angabe Pedersen's, dass nämlich alle späteren an dem Vorkeim entstehenden Rhizoide ihre Entstehung durch Eingreifen äußerer Factoren nehmen, richtig sein mag, so kann ich anderseits auf Grund meiner Beobachtungen die von Pedersen gemachte Mittheilung bezüglich der Entstehungszeit des ersten Rhizoides als nicht richtig gelten lassen. Ganz übereinstimmend sind in dieser Beziehung die Resultate, welche Wigand und in den letzten Jahren Kny,[1] der sich ebenfalls mit der Entwickelung von *Aspidium Filix mas* eingehender beschäftigte, gewonnen haben.

In der dicht mit Chlorophyllkörnern angefüllten Sporenzelle sieht man alsbald die erste zur Wachsthumsrichtung senkrecht stehende Wand sich bilden, wodurch wie bei *Asplenium septentrionale* die Basal- und die erste Gliederzelle entstanden sind. Die vollständige Ausbildung des Protonemastadiums erfolgt dann in der schon bei *Asplenium septentrionale* angegebenen Weise. Die Anzahl der dieses Stadium zusammensetzenden Zellen schwankt hier zwischen fünf und zehn. Am häufigsten konnten Protonemastadien, die aus sechs Zellen bestanden, beobachtet werden. Auch in dem vorliegenden Falle wird das Vorkeimstadium normalerweise meist mit einer Papille abgeschlossen (Taf. III, Fig. 1). Dass Pedersen nur ein einzigesmal eine Vorkeimzellreihe angetroffen haben will, welche mit einem terminalen Haar, also nach meiner

[1] L. c.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bezeichnungsweise mit einer Papille endigt, kann ich nur dahin deuten, dass ihm bei seinen Untersuchungen meist abnormale Entwickelungsstadien vorgelegen sein mussten, was deutlich aus den seiner oben citierten Abhandlung beigegebenen Abbildungen hervorgeht. Das frühzeitige Vorkommen eines zweiten Rhizoides, das entweder wie das erste an der Basalzelle oder ersten Gliederzelle sich zeigt, ist nicht zu den Seltenheiten zu zählen. Übrigens sei gleich hier bemerkt, dass alle nach dem ersten Rhizoid zur Ausbildung kommende Rhizoide keine Regelmäßigkeit in ihrem Auftreten erkennen lassen, sondern, wie bereits früher hervorgehoben wurde, durch äußere Verhältnisse bestimmt, entweder frühzeitig am Protonema oder später am Prothallium entstehen können. Die Zellflächenbildung, die sich nun an dieses Protonemastadium anschließt, wird in ganz gleicher Weise wie bei *Asplenium septentrionale* eingeleitet, also durch eine schräggestellte Wand (Primärwand), die in der dritt- oder viertletzten Gliederzelle zur Ausbildung kommt (Taf. III, Fig. 2, *aa*), wodurch die Anlage des ersten Seitenastes gegeben ist, der alsbald aus der Längsrichtung des fadenförmigen Vorkeimes heraustritt, ein- bis vierzellig werden kann und in vielen Fällen mit einer Papille endigt.

Dieser Seitenast kann unter Umständen bereits zweizellig geworden sein, bevor noch die Scheitelzelle gebildet wurde. Letztere nimmt wie bei *Asplenium septentrionale* aus der zweiten oder dritten Zelle (von oben) durch eine die obere und untere Querwand dieser Zellen verbindende Längswand (Taf. III, Fig. 3, *bb*) oder durch eine quergestellte Wand (Taf. III, Fig. 4, *bb*) ihre Entstehung. Der weitere Verlauf der Entwickelung vollzieht sich in der bereits bei *Asplenium septentrionale* ausführlich geschilderten Weise, welche auf Taf. III durch die Fig. 5 bis 10 zur Veranschaulichung gebracht ist. Auch Verzweigungen des Hauptfadens, wie solche bereits bei der ersten Form auftraten, und ebensolchen des ersten Seitenastes begegnen wir hier nicht selten (Taf. III, Fig. 7, 9, 10).

Häufig kommen Abweichungen von der hier wiedergegebenen ersten Entwickelung bei *Aspidium Filix mas* vor, die sich darin kundgeben, dass der erste vom Protonema ausladende Seitenast durch eine in der dritt- oder viertletzten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zelle ausgebildeten, nahezu medianen Längswand zur Entstehung kommt (Taf. III, Fig. 11, *aa*). Einzelne Entwickelungsstadien mit dieser Art von Astbildung sind auf Taf. III, Fig. 12 bis 14, ersichtlich. Auch jenen vom normalen Entwickelungsgange abweichenden Fall, wie ihn Pedersen bereits bei *Aspidium Filix mas* beobachtet hat, hatte ich des öfteren zu sehen Gelegenheit, den Fall nämlich, wo nicht ein regelmäßiges Abschneiden von Segmenten nach rechts und links von der Scheitelzelle besorgt wird, sondern wo ab und zu ein oder das andere Segment zum Ausfall kommt, so dass in diesem Falle die von der Scheitelzelle neugebildete Wand die zuletzt entstandene nicht schneidet, sondern parallel zu ihr steht. Auf Taf. III mag Fig. 15, *cc*, *dd* einen solchen Fall bildlich darstellen. Aus dieser Figur ist ganz deutlich der Ausfall des dritten und daher gleich die parallele Anlagerung des vierten (bezeichnet mit 4) an das zweite Scheitelzellensegment (bezeichnet mit 3) zu ersehen.[1] Hauptfaden I ist hier in der Entwickelung dem Seitenaste 1 vorangeeilt und weist die bekannte Verzweigung auf. Am allerseltensten ist wohl die Zahl jener Fälle von Abweichung vom normalen Typus, wo die Flächenbildung durch eine in der vorletzten Gliederzelle des Protonema zur Ausbildung kommende, nahezu mediangestellte Längswand (Taf. III, Fig. 16, *xx*) oder eine schiefgestellte Querwand (Taf. III, Fig. 17, *xx* und Fig. 18, *xx*) eingeleitet wird und die Scheitelzelle aus der Endzelle hervorgeht. Ganz zweifellos kann und muss auf diesen Ausnahmsfall die Entstehung derartiger Formen zurückgeführt werden, wie sie Pedersen in seiner Abhandlung auf Taf. VIII in den Fig 12 und 13 zur Abbildung bringt, ohne ein endgiltiges Urtheil über deren Entstehungsweise abzugeben.

Was nun die bei *Aspidium Filix mas* vorkommenden Abnormitäten betrifft, so ist die Zahl derselben eine sehr große. Die Bildung der Zellfläche, die nicht bloß hier, sondern bei Abnormitäten aller Species ohne Eingreifen einer typischen

---

[1] Die Erscheinung des Ausfalles eines Segmentes konnte ich übrigens nicht bloß im vorliegenden Falle, sondern auch bei *Aspidium dilatatum* (Taf. IV, Fig. 18) beobachten.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Scheitelzelle vor sich zu gehen scheint, weist die verschiedenartigsten Gestalten auf. Auf Taf. III mögen durch die Fig. 19 bis 22 einige solche häufige Abnormitäten dargestellt sein. Außerdem verweise ich diesbezüglich noch auf die von Pedersen (l. c. Taf. VIII, Fig. 16 bis 35) abgebildeten Abnormitätenfälle. Eintritt der Flächenbildung durch eine in der Endzelle entstandene Längswand, wie dies Pedersen beobachtet haben will (l. c. Taf. VIII, Fig. 1), habe ich bei dieser Farnart nie sehen können. Entgegen der zweifelnden Angabe Pedersen's möchte ich nicht anstehen, zu behaupten, dass doch in früheren oder späteren Entwickelungsstadien noch eine normale Weiterentwickelung durch eine später gebildete Scheitelzelle von typischem Verhalten erfolgen kann, wie dies nach meiner Meinung wohl ohne Zweifel aus Fig. 20 auf Taf. VIII der Pedersen'schen Abhandlung zu ersehen ist. Die verbreiterte Fläche dieses Prothalliums lässt drei deutlich entwickelte Äste unterscheiden, deren rechtsseitig gelegener die Anlage einer Scheitelzelle mit einem bereits von ihr abgeschiedenen Segmente andeutet.

Am Rande des ausgewachsenen, herzförmig gestalteten Prothalliums sind wie bei *Asplenium septentrionale* einzellige Haare, die bereits erwähnten Papillen, wahrzunehmen, die, wenn sie nicht erst später an den Randzellen sich entwickeln, als Abschluss der Ast- und Segmentbildung anzusehen sind. Die Form dieser Papillen ist bei den besprochenen zwei Arten ziemlich gleich. Sie sind immer von der auf Taf. II und III ersichtlich gemachten Form, welche mit den mehrfach gegebenen Darstellungen (vergl. beispielsweise mit Kny a. a. O.) vollkommen übereinstimmt.

Aspidium dilatatum Sm.

(Taf. I, Fig. 5 und 6; Taf. IV, Fig. 1 bis 19).

Die Sporen von *Aspidium dilatatum* gleichen in ihrer Form denen von *Aspidium Filix mas.* Das braun gefärbte, undurchsichtige Exosporium derselben ist mit kammartigen Leisten versehen und öffnet sich bei Eintritt der Keimung zweiklappig (Taf. I, Fig. 5). Auch hier erscheint das erste Rhizoid, das

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zunächst aus dem Exosporium hervortritt, als eine laterale, farblose Bildung an der mehr minder kugelig oder kurzcylindrisch bleibenden Basalzelle. Die erste Gliederzelle dagegen wächst meist rasch in die Länge und nimmt so gewöhnlich eine schlauchförmige Gestalt an. Das Protonema ist hier ein aus drei bis sieben (am häufigsten aus fünf) Zellen sich zusammensetzender, fadenförmig gestalteter Körper, dessen Endzelle entweder papillenlos ist oder mit einer Papille abschließt.

Die Bildung der Zellfläche kann nun bei *Aspidium dilatatum* normalerweise auf zwei Arten eingeleitet werden. In dem einen Falle, und zwar dort, wo das Protonema nicht mit einer Papille abschließt, wird die Endzelle des fadenförmigen Vorkeimes durch eine Längswand in zwei nahezu gleiche Hälften getheilt (Taf. IV, Fig. 1, *aa*). Die eine derselben gehört dem Hauptfaden I an, in der alsbald darauf eine zur letzten Querwand parallele Wand auftritt, wodurch sie in eine obere und untere Zelle zerfällt, der Hauptfaden somit zweizellig geworden ist (Taf. IV, Fig. 2, *bb*). Hierauf wird auch in der anderen Zellhälfte eine solche Querwand gebildet (Taf. IV, Fig. 3, *cc*), wodurch die obere Zelle zur Scheitelzelle (*SZ*), die untere zum ersten Seitenaste (1) wird. Letzterer kann sehr oft einzellig und papillenlos bleiben oder zu einem zwei- bis dreizelligen und papillentragenden Aste heranwachsen (Taf. IV, Fig. 7, 8). Das von der Scheitelzelle abgeschiedene erste Segment oder der zweite Seitenast liegt dem ersten Seitenaste parallel an, eine Erscheinung, wie sie bereits bei *Asplenium septentrionale* und *Aspidium Filix mas* zu beobachten war. Der Hauptfaden I kann früher oder später mit einer Papille abschließen.

Abweichungen von diesem ersten die Zellenflächenbildung bei *Aspidium dilatatum* einleitenden Modus können dadurch auftreten, dass der Bildung der Längswand in der Endzelle eine Theilung der vorletzten Gliederzelle vorausgeht, und zwar derart, dass die letztere entweder durch eine schräge Wand (Taf. IV, Fig. 10, *xx*) oder viel häufiger durch eine in die Richtung der Längsaxe des Fadens fallende Wand (Taf. IV, Fig. 11, *xx*) in zwei Theile getheilt wird. Der weitere Verlauf solcher Modificationen ist auf Taf. IV noch durch die Fig. 12 und 13 dargestellt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ein zweiter ungefähr gleich häufiger Fall der Flächenbildung bei *Aspidium dilatatum* ist der, dass das Protonema mit einer Papille abschließt und dass in der drittletzten Zelle zunächst eine Longitudinalwand auftritt (Taf. IV, Fig. 14, *aa*). Durch diese Theilung der Gliederzelle ist bereits die Anlage des ersten Seitenastes gegeben. Die Scheitelzelle geht hierauf aus der vorletzten Gliederzelle durch eine in dieser auftretende quergestellte Wand hervor (Taf. IV, Fig. 15, *cc*). Der weitere Theilungsvorgang ist dann dem bei *Aspidium dilatatum* zuerst angeführten Typus analog (Taf. IV, Fig. 16). Der erste Seitenast kann einzellig bleiben oder bis dreizellig, der Hauptfaden vier- bis mehrzellig werden. Auch der Fall ist bei diesem Typus der Prothalliumentwickelung nicht selten beobachtet worden, dass nämlich in der viertletzten Gliederzelle secundär eine Längswand entsteht (Taf. IV, Fig. 17, *xx*). Ebenso sind hiebei auch häufiger Verzweigung des Hauptastes, seltener Ausfall eines Segmentes zu beobachten (Taf. IV, Fig. 18).

Aspidium dilatatum unterscheidet sich demnach, wie aus der gegebenen Schilderung zu entnehmen ist, hinsichtlich des Überganges aus dem Protonema- in das eigentliche Prothalliumstadium nicht unwesentlich von *Asplenium septentrionale* und *Aspidium Filix mas*. Während die beiden letztgenannten Farnarten bei normaler Entwickelung sich nahezu übereinstimmend verhalten und Scheitelzelle und ersten Seitenast aus zwei verschiedenen Gliederzellen zu ungleicher Zeit entstehen lassen, sieht man beim ersten Typus des normalen Entwickelungsganges von *Aspidium dilatatum*, dass Scheitelzelle und erster Seitenast aus derselben, und zwar der Endzelle des Protonema, gleichzeitig sich bilden. Die zweite ebenso häufig vorkommende Form der Flächenbildung bei *Aspidium dilatatum* zeigt anderseits eine Übereinstimmung mit jenem modificierten Typus von *Aspidium Filix mas*, wo der erste Seitenast ebenfalls aus einer durch eine Longitudinalwand getheilten Zelle hervorgeht, allerdings mit dem geringen Unterschiede, dass bei *Aspidium Filix mas* die dritt- oder viertletzte Gliederzelle es sein kann, welche diesen Theilungsmodus zeigt, während bei *Aspidium dilatatum* in diesem Falle immer die drittletzte Gliederzelle diesen Vorgang aufweist.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In seinem ausgewachsenen Zustande zeigt das am Rande mit Papillen besetzte Prothallium von *Aspidium dilatatum* hinsichtlich seiner Form große Ähnlichkeit mit den Prothallien von *Asplenium septentrionale* und *Aspidium Filix mas.*

Scolopendrium vulgare Sm.

(Taf. I, Fig. 7 und 8; Taf. V, Fig. 1 bis 16).

Die Vorkeimentwickelung dieses Farnes ist bereits von Beck[1] zum Gegenstande eingehender Untersuchung gemacht worden. Mit seinen Beobachtungen stimmen auch vielfach die von mir gewonnenen Resultate überein; in einzelnen Punkten jedoch zeigen sich manche Abweichungen, weshalb es nicht unzweckmäßig erscheinen kann, noch einmal den Entwickelungsgang von *Scolopendrium vulgare* hier darzulegen.

Die radiär gestaltete Spore weist ein mit warzen- oder stachelförmigen Hervorragungen versehenes, braungefärbtes Exospor auf, das zur Zeit der Keimung mit einem Längsriss sich öffnet, aus dem zunächst das anfangs papillenförmige, alsbald rasch in die Länge wachsende erste Rhizoid hervortritt, welches beim darauffolgenden Hervortreten der rasch in die Länge sich streckenden Sporenzelle derselben nicht seitlich ansitzt, sondern als ihre Verlängerung erscheint (Taf. I, Fig. 7). Das durch fortgesetzte Theilung der jeweiligen Endzelle entstandene Protonema besteht aus vier bis zehn Zellen und schließt mit einer Papille ab.[2]

Die normale Entwickelung des aus dem Protonema entstehenden flächenförmigen Vorkeimes geht hier wie bei *Aspidium dilatatum* nach zwei Typen vor sich. In dem einen Falle wird in dem aus fünf bis zehn (meist fünf) Zellen sich zusammensetzenden Protonema die Flächenbildung in der Weise eingeleitet, dass die dritt- oder viertletzte Gliederzelle entweder durch eine schiefe Wand (Taf. V, Fig. 1, *aa*) oder durch eine Längswand sich theilt (Taf. V, Fig. 6, *aa*), wodurch die eine Zelle zum Seitenaste 1 wird. Liegt eine schiefe Wandbildung

[1] L. c.

[2] Im übrigen verweise ich auf die ausführliche Schilderung Beck's, l. c.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vor, so wird dieser Ast oft zwei- bis fünfzellig (Taf. V, Fig. 4). Am häufigsten bleibt er zweizellig und ist mit einer Papille versehen (Taf. V, Fig 3 und 5). Im Falle einer Längswandbildung bleibt dieser Ast meist einzellig; nur ab und zu wird derselbe zweizellig, wächst dann aber nur selten seitlich aus.

Der zweite Typus von Einleitung der Flächenbildung bei *Scolopendrium vulgare* ist dadurch ausgezeichnet, dass es bei demselben gar nicht zur Ausbildung des ersten Seitenastes kommt. Nachdem das vier- bis sechs- (meist aber fünf-) zellige Protonema mit einer Papille abgeschlossen, wird gleich in der vorletzten Gliederzelle durch eine die Außenwand und untere Querwand verbindende Membran die dreiseitige Scheitelzelle (*SZ*) herausgeschnitten (Taf. V, Fig. 10, *aa*). Das erste von dieser Zelle gebildete Segment liegt dann der drittletzten Gliederzelle an (Taf. V, Fig. 11). Der Hauptfaden zeigt hier recht häufig die Tendenz der Verzweigung und kann dadurch oft vier- bis sechszellig werden; seltener bleibt er zweizellig (Taf. V, Fig. 14).

Die Flächenbildung von *Scolopendrium vulgare* nach dem erstgenannten Typus stimmt somit mit der von *Asplenium septentrionale* und *Aspidium Filix mas* überein. Der zweiterwähnte Typus zeigt große Ähnlichkeit mit dem zweiten Falle der Flächenbildung von *Aspidium dilatatum*, allerdings mit dem Unterschiede, dass der Scheitelzellenbildung keine Entstehung des Seitenastes 1 vorausgeht. Den von Beck als normal bezeichneten Theilungsmodus, dass nämlich die der Endzelle zunächstliegende Gliederzelle durch eine in derselben entstehende Longitudinale das Flächenwachsthum einleiten würde, habe ich nie beobachten können. Ebenso ist ein solcher Theilungsmodus, wie ihn Beck l. c. auf Taf. I in den Fig. 11 bis 13 darstellt, meiner Beobachtung nicht untergekommen. Ich will nicht leugnen, dass solche von Beck namhaft gemachte Fälle in der Flächenentwickelung von *Scolopendrium* sich zeigen können, doch müssen dieselben jedenfalls zu den Abnormitäten gerechnet werden, die hier in großer Zahl und in den verschiedensten Formen auftreten. Intercalare Zellwandbildungen im Protonemastadium, wie sie Beck bereits für vorliegenden Fall erwähnt, habe ich ebenfalls zu sehen Gelegenheit gehabt

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und scheinen dieselben hier öfter denn sonst vorzukommen. Die von Beck am Prothallium von *Scolopendrium* beobachteten und l. c. Taf. II., Fig. 37 *a—h* abgebildeten Trichome habe ich nicht beobachtet; dagegen sah ich stets Papillen, welche sich der bei *a* dargestellten Form nähern.

Athyrium Filix femina Roth.

(Taf. I, Fig. 9 bis 11; Taf. VI, Fig. 1 bis 11).

Die Sporen von *Athyrium Filix femina* sind von bohnenförmiger Gestalt (Taf. I, Fig. 11) Das Exosporium derselben ist gelbbraun gefärbt, ohne besondere Erhabenheiten. Das Öffnen der Spore erfolgt an einer an der Bauchseite der Spore befindlichen Leiste. Bei der Keimung der Spore tritt ebenfalls zunächst das farblose Rhizoid aus dem geöffneten Exosporium hervor und erscheint wie bei *Scolopendrium* als eine Verlängerung der Sporenzelle. Die Zahl der Zellen, welche an dem Aufbaue des Protonema theilnehmen, schwankt zwischen vier und neun. Auch hier sind die Fälle, wo das Protonema fünf Zellen aufweist, am häufigsten zu beobachten. Niemals schließen dasselbe, ebensowenig wie die Segmentzellen und der erste Seitenast mit einer Papille ab.

Die Überführung des Protonemastadiums in das Flächenstadium kann bei *Athyrium Filix femina* gleichfalls normalerweise nach zwei Typen vor sich gehen. Im ersten Falle erscheint zunächst in der der Endzelle zunächst gelegenen Gliederzelle eine deren Außenwand und obere Querwand verbindende schiefgestellte Wand (Taf. VI, Fig. 1, *aa*), durch die eine Zelle abgegliedert wurde, welche zum ersten Seitenaste wird, der im Verlaufe der Entwickelung zwei- bis dreizellig werden kann. Hierauf wird die Endzelle durch eine Longitudinalwand oder etwas schiefgestellte Wand in zwei Zellen getheilt, von denen die eine dem Hauptfaden I angehört, während die andere die Scheitelzelle darstellt (Taf. VI, Fig. 2, *bb*). Es geht somit hier letztgenannte Zelle ähnlich wie beim erstangeführten Entwickelungstypus von *Aspidium dilatatum* aus der Endzelle hervor, allerdings mit dem Unterschiede, dass bei *Athyrium Filix femina* der Scheitelzellbildung die Entstehung

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des ersten Seitenastes aus der der Endzelle zunächstliegenden Gliederzelle vorausgeht, während bei dem in Rede stehenden Falle von *Aspidium dilatatum* Scheitelzelle und erster Seitenast zur selben Zeit aus einer Zelle, der Endzelle, ihre Entstehung nehmen. Das erste von der Scheitelzelle zur Ausbildung gebrachte Segment liegt auch hier dem ersten Seitenaste an (Taf. VI, Fig. 3). Der zweite mögliche Flächenbildungsfall bei *Athyrium Filix femina* weist völlige Übereinstimmung mit dem eben genannten ersten Typus von *Aspidium dilatatum* auf, in dem in beiden Fällen durch die in der Endzelle auftretende Longitudinalwand eine Dichotomie angedeutet erscheint (Taf. VI, Fig. 6). Die eine Zellhälfte bleibt dem Hauptfaden erhalten, die zweite erfährt durch eine in ihr zur Ausbildung gelangende, auf der Längswand senkrecht stehende Membran eine Theilung in zwei Zellen, eine obere, die Scheitelzelle (*SZ*), und eine untere, den ersten Seitenast (Taf. VI, Fig. 7). Letzterer bleibt entweder einzellig oder kann zu einem zwei- bis dreizelligen Aste auswachsen. Hauptfaden I besteht bei beiden hier möglichen Entwickelungstypen meist aus zwei bis fünf Zellen. Eine Verzweigung des letzteren ist nur ausnahmsweise wahrzunehmen.

Das ausgewachsene Prothallium von *Athyrium Filix femina* gleicht im allgemeinen in seiner Gestalt den Prothallien der bisher erwähnten Farnarten, nur geht ihm das Vorkommen von Papillen gänzlich ab.

Polypodium vulgare L.

(Taf. I, Fig. 12 und 13; Taf. VII, Fig. 1 bis 7).

Die bilateral gebauten Sporen von *Polypodium vulgare* nehmen durch Quellung eine fast kugelige Gestalt an. Das Exosporium derselben ist farblos und mit kleinen, warzenförmigen Hervorragungen versehen. Die ganze Spore erscheint kurz vor Eintritt der Keimung durch sich sehr reichlich bildendes Chlorophyll grün gefärbt (Taf. I, Fig. 12). Die Keimung beginnt mit dem zunächst papillös hervorbrechenden, bräunlich gefärbten Rhizoid, das, bevor es noch sein beschleunigtes Wachsthum beendet hat, an dem sich nun aus dem Exosporium hervorstülpenden Theil als eine laterale Bildung wahrzunehmen ist. Senkrecht auf der das Rhizoid von der Sporenzelle ab-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

trennenden Membran ist eine Wand sichtbar, die, soweit meine bisherigen Beobachtungen es ergaben, schon sehr früh, wahrscheinlich kurz vor dem Hervortreten des ersten Rhizoides zur Entstehung gekommen sein dürfte (Taf. I, Fig. 12). Die den fadenförmigen Vorkeim in der eingangs dargelegten Weise zusammensetzenden Zellen sind in der Drei- bis Sechs- (meist aber Fünf-) Zahl vertreten und sind alle dicht mit Chlorophyll erfüllt. Das frühzeitige Vorkommen eines zweiten Rhizoides an der Basalzelle oder an einer dieser nahegelegenen Gliederzellen ist nichts besonders seltenes. Protonema sowohl, als auch das flächenförmige Prothallium sind vollständig papillenlos.

In allen normalen Fällen wird die Flächenbildung bei *Polypodium vulgare* dadurch eingeleitet, dass die Endzelle des Protonema durch eine nahezu median verlaufende Wand in zwei annähernd gleiche Zellen getheilt wird (Taf. VII, Fig. 1, *aa*). Während die eine derselben dem Hauptfaden I erhalten bleibt, entsteht aus der zweiten durch eine in derselben ausgebildete Querwand die Scheitelzelle (*SZ*) und der erste Seitenast (Taf. VII, Fig. 2, *bb*). Letzterer bleibt oft bis zur Ausbildung des dritten Scheitelzellensegmentes einzellig, erst nachher wird er meist zwei- bis dreizellig. Der Hauptfaden I bleibt nie einzellig, sondern kann selbst schon bis zur Entstehung des vierten Segmentes zwei- bis achtzellig geworden sein. *Polypodium vulgare* zeigt somit sowohl bezüglich der Entstehung der Primärwand, als auch bezüglich der Entstehung der Scheitelzelle und des ersten Seitenastes Übereinstimmung mit dem ersten normal vorkommenden Fall von *Aspidium dilatatum* und dem zweiten normalen Entwickelungstypus der Vorkeimzellfläche von *Athyrium Filix femina*.

Als ein nicht oft vorkommender Ausnahmsfall muss es gelten, wenn der normal in der Endzelle des Vorkeimes gebildeten Primärwand Längswände in den der Endzelle nächstliegenden Gliederzellen vorausgehen.

Fasse ich die Resultate meiner bisherigen Untersuchungen in Kürze zusammen, so ergibt sich Folgendes:

1. Die Prothalliumbildung zeigt bei den untersuchten Polypodiaceen bezüglich der Ausbildung des ersten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Entwickelungsstadiums und Umbildung desselben in das flächenförmig ausgebreitete Prothallium recht auffallende Verschiedenheiten. Es lässt sich aber noch nicht sagen, ob diese Verschiedenheiten zur systematischen Charakteristik der betreffenden Arten oder Gattungen herangezogen werden können.

2. Bei einzelnen Arten (z. B. *Asplenium septentrionale*, *Aspidium Filix mas* und *Polypodium vulgare*) folgt die Entwickelung des erwähnten Stadiums einem bestimmten Schema, bei anderen Arten (z. B. *Aspidium dilatatum*, *Scolopendrium vulgare* und *Athyrium Filix femina*) lassen sich verschiedene Typen der Entwickelung anscheinend unabhängig von äußeren Einflüssen beobachten.

3. Bei aller Verschiedenheit lassen die ersten Entwickelungsstadien der Farnprothallien doch eine gemeinsame Gesetzmäßigkeit erkennen.

4. Die Entwickelung beginnt bei allen untersuchten Formen mit einem fadenförmigen Stadium, dessen Abschluss durch begrenztes Wachsthum deutlich markiert ist. Sehr häufig schließt dieses Stadium mit der Ausbildung theilungsunfähiger Zellen (Papillen) ab.

5. Die Flächenbildung des Prothalliums wird eingeleitet durch die Ausbildung einer seitlich an dem fadenförmigen Anfangsstadium auftretenden Scheitelzelle. Sehr häufig fällt die Ausbildung dieser Scheitelzelle zusammen mit der Ausbildung eines Astes, in dessen Achsel dann die Scheitelzelle steht. Die weitere Ausbildung der Prothalliumfläche beruht zunächst auf der bekannten Segmentbildung durch die Scheitelzelle.

6. Die Segmente zeigen — wenigstens die ersten — begrenztes Wachsthum und schließen häufig mit papillenförmigen Endzellen ab.

7. Die sub 4. bis 6. dargestellte Entwickelung der Prothallien der untersuchten Farne zeigt in der Ausbildung eines fadenförmigen Anfangsstadiums, in der seitlichen Anlage des flächenförmigen Theiles, in der Ausbildung der Segmente mit begrenztem Wachsthume auffallende Homologien mit der Entwickelung der Muscineen. Es dürfte demnach gerechtfertigt sein, das erwähnte fadenförmige Anfangsstadium als Protonema-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stadium zu bezeichnen und die papillenartigen Enden der Segmente als den Blattenden der Muscineen homologe Gebilde aufzufassen.

Am Schlusse meiner Arbeit erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen für ihre mir gütigst zugewiesene Geldunterstützung, durch die ich in die Lage versetzt wurde, Sporenmaterial für die vorliegenden und für weitere, bereits begonnene Untersuchungen zu beschaffen, meinen wärmsten Dank ausspreche.

Nicht minder herzlichen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. R. v. Wettstein, der mit größtem Interesse meine Untersuchungen verfolgte und mir bei denselben die vielfachste Unterstützung angedeihen ließ.

Erst nach Durchsicht der zweiten Correctur gelangte ich durch die freundliche Mittheilung des Herrn Prof. Goebel in München zur Kenntnis einer Arbeit von G. Stübner: »Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polypodiaceen« (abgedruckt im 13. Berichte über die königl. Realschule 1. Ordnung und Landwirtschaftsschule zu Döbeln, 1882), welche mir mit Rücksicht auf den Ort ihres Erscheinens leider entgangen war. Die Resultate stimmen mit meinen Ergebnissen in vielen Punkten überein.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tafelerklärung.

Sämmtliche Figuren wurden mit dem Zeichenapparate entworfen und dann in verschiedener Größe auf die Tafeln übertragen. Es bedeutet in allen Fällen:

I das Ende des Protonema-Hauptfadens;
1, 2, 3 etc. die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente;
aa die bei der Flächenbildung des Prothalliums auftretende Primärwand.
SZ Scheitelzelle.

Tafel I.

Fig. 1 und 2. Junges Prothallium von *Asplenium septentrionale*; Fig. 1 basaler Theil von Fig. 2; stärker vergr.
» 3 » 4. Junges Prothallium von *Aspidium Filix mas*; Fig. 3 basaler Theil von Fig. 4; stärker vergr.
» 5 » 6. *Aspidium dilatatum*; Fig. 5 Sporenwand nach dem Auskeimen; Fig. 6 junges Prothallium.
» 7 » 8. Junges Prothallium von *Scolopendrium vulgare*; Fig. 7 basaler Theil von Fig. 8.
» 9 » 10. Junges Prothallium von *Athyrium Filix femina*; Fig. 9 basaler Theil von Fig. 10.
» 11. Spore.
» 12 » 13. Junges Prothallium von *Polypodium vulgare*; Fig. 12 basaler Theil von Fig. 13.

Tafel II.

Fig. 1 bis 8. Entwickelung des Prothalliums von *Asplenium septentrionale.*

Tafel III.

» 1 » 23. Entwickelung des Prothalliums von *Aspidium Filix mas.*

Tafel IV.

» 1 » 19. Entwickelung des Prothalliums von *Aspidium dilatatum.*

Tafel V.

» 1 » 16. Entwickelung des Prothalliums von *Scolopendrium vulgare.*

Tafel VI.

» 1 » 11. Entwickelung des Prothalliums von *Athyrium Filix femina.*

Tafel VII.

» 1 » 7. Entwickelung des Prothalliums von *Polypodium vulgare.*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

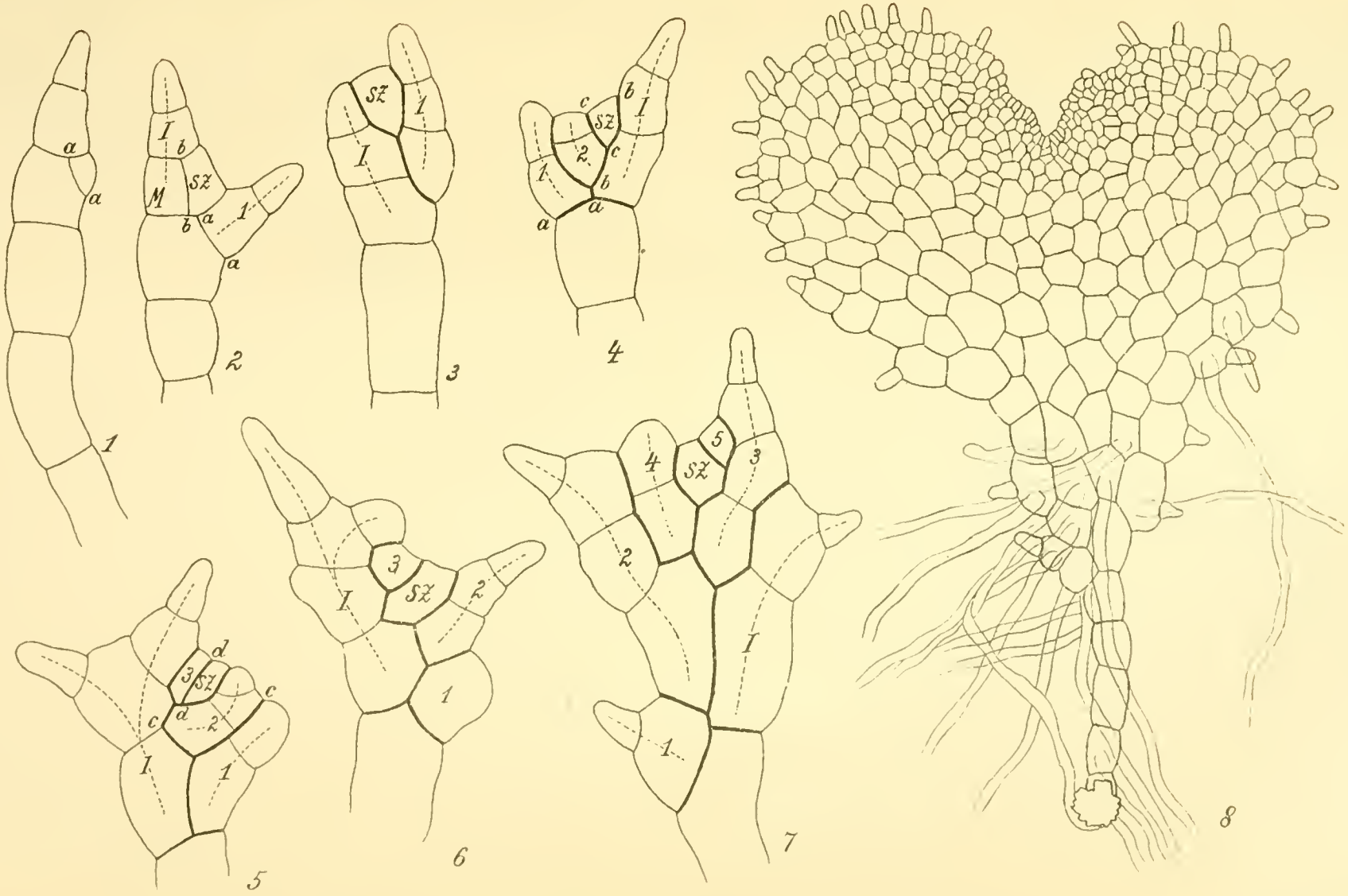
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Autor del

Lith Anst v Th Bannwarth Wien

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

A. Jakowatz: Untersuchungen über Farnprothallien.



Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth Wien

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Digitized by The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

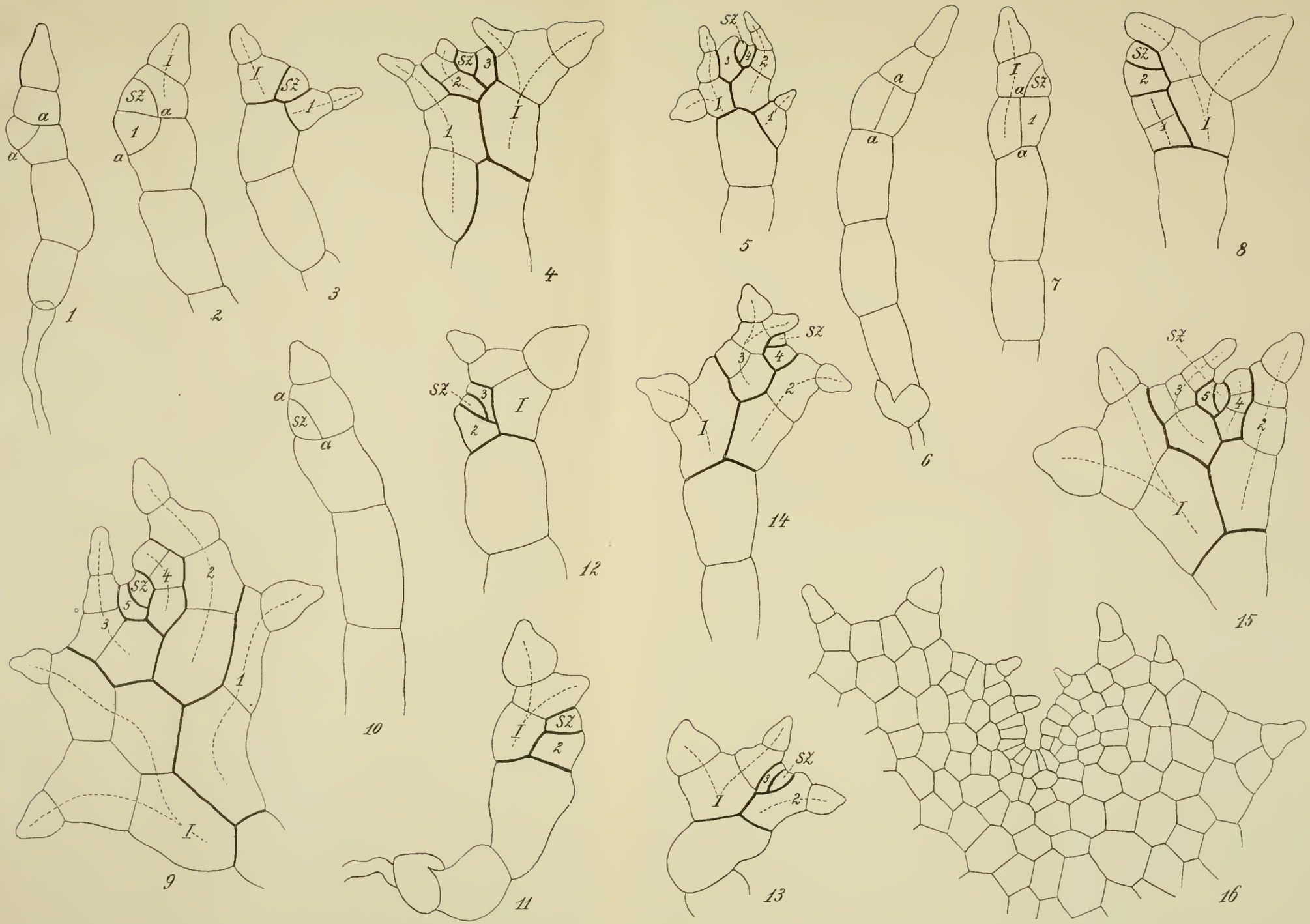
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

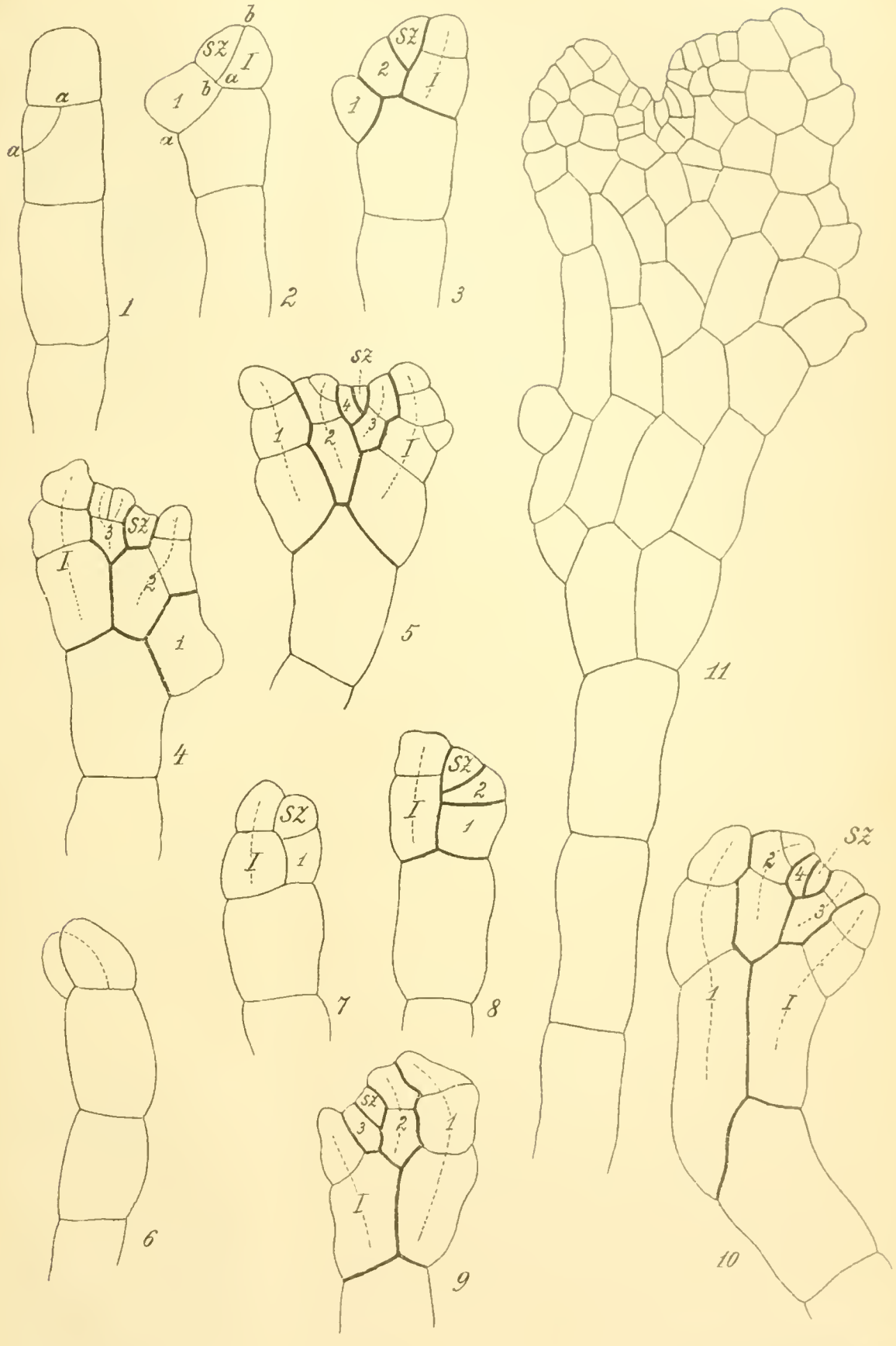


Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

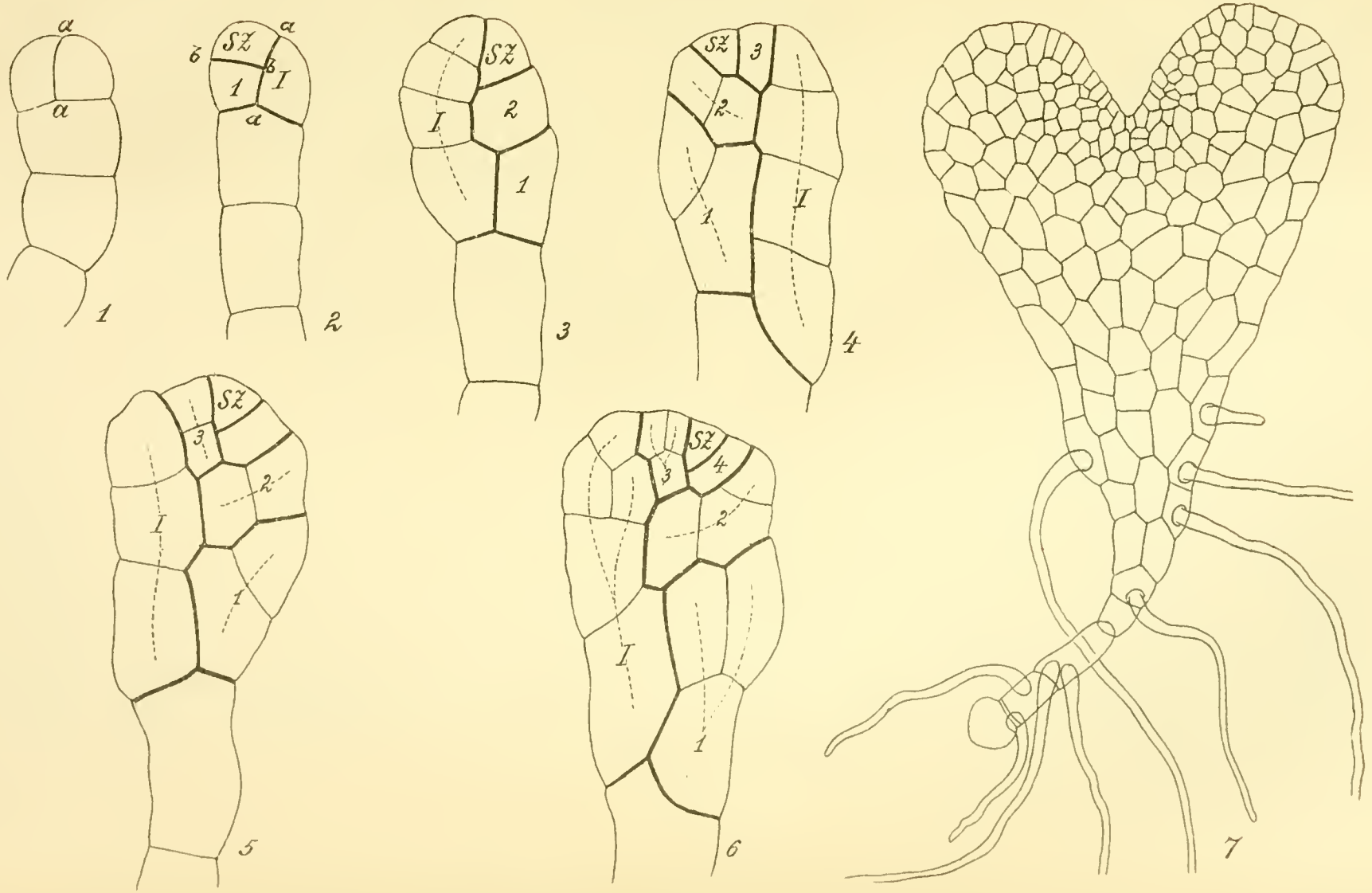


Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth & ...

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

A. Jakowatz: Untersuchungen über Farnprothallien.



Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum